

50376 1981 52=2



présentée à

L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Maurice FALEMPIN

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES AFFERENCES VAGALES DIGESTIVES CHEZ L'ANIMAL EVEILLE



Illustration du mémoire

Soutenue le 16 mars 1981 devant la Commission d'Examen

M. COQUERY

M. LEEK

M. MEI

M. DUSSARDIER

M. ROUSSEAU

M. GUILBAULT

M. DELORME

Rapporteurs Examinateurs

Président

Professeur à l'Université de Lille I Professeur à l'Université d'Aix-Marseille Professeur à l'Université de Dublin Maître de Recherches au CNRS Professeur à l'Université de Lille I Professeur à l'Université de Lille I Professeur à l'Université de Lille I

Travail réalisé au Laboratoire de Neurophysiologie végétative de l'Université des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire associé au CNRS nº 308 Figure l - Schéma de la région rétroparotidienne gauche avant (A) et après la suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal" (B) et après implantation du vague sensitif dans un muscle somatique (C).

X : nerf vague

XI : nerf spinal accessoire

XII : nerf grand hypoglosse

NPO : nerf pharyngo-oesophagien

NLS : nerf laryngé supérieur

GP :: ganglion plexiforme

Mh : muscle mastoïdo-huméral (Mouton) ou muscle sternocleïdo-mastoïdien (Chat - Lapin).







C

Figure 2 - En A et B : schématisation des travaux de WEISS (1934-1935).

- En A : Implantation d'un nerf rachidien mixte sectionné (N.M.) dans un muscle squelettique transplanté (M.S.T.). La racine motrice du nerf est sectionnée (WEISS, 1934).
- En B : Implantation de la racine sensitive d'un nerf rachidien mixte (N.M.) dans un muscle squelettique transplanté (M.S.T.). La racine motrice du nerf est sectionnée (WEISS, 1935).
- En C et D : schématisation des travaux de GUTMANN (1945).
- En C : Position normale des nerfs utilisés pour la suture. Le nerf sural exclusivement sensitif (N.S.) innerve la peau (P.). Le nerf péronier (N.P.), nerf moteur, innerve le muscle péronier (M.P.).
- En D : Suture nerveuse croisée entre l'extrémité dendritique du nerf sural (N.S.) et l'extrémité périphérique du nerf péronier sectionné.











Figure 3 - Schématisation des travaux d'ANOKHINE et coll. (1933 à 1964).

En A et B : position normale des nerfs utilisés pour la suture.

- En A : les fibres sensitives du nerf vague (X.) ont leur corps cellulaire dans le ganglion plexiforme (G.P.) et se projettent dans le noyau du faisceau solitaire (F.S.) au niveau du bulbe rachidien (B.R.).
- En B : le nerf radial (N.R.) issu de la moëlle épinière (M.E.) innerve la peau (P.) et les muscles squelettiques du membre antérieur (M.S.).
- En C : suture nerveuse croisée entre l'extrémité centrale du nerf vague sectionné en dessous du ganglion plexiforme (G.P.) et l'extrémité périphérique du nerf radial sectionné.





.





Figure 4 - En A et B : schématisation des travaux de DE CASTRO (1951).

- En A : position normale des nerfs utilisés pour la suture. Les fibres du sympathique cervical (S.C.) font relais dans le ganglion cervical supérieur (G.C.S.). Les fibres postganglionnaires innervent la membrane nictitante (N.M.). Les fibres motrices du nerf vague (X.) sont issues du noyau moteur du X (N.X.) situé dans le bulbe rachidien (B.R.). Les fibres sensitives ont leur corps cellulaire dans le ganglion plexiforme (G.P.) et se projettent au niveau du noyau du faisceau solitaire (F.S.).
- En B : suture nerveuse croisée entre l'extrémité périphérique du nerf vague (X.) sectionné au-dessus du ganglion plexiforme (G.P.) et l'extrémité crâniale du sympathique cervical (S.C.) sectionné en dessous du ganglion cervical supérieur (G.C.S.).

En C et D : schématisation des travaux de VERA et LUCO (1967).

- En C : suture nerveuse croisée entre l'extrémité périphérique du nerf vague (X.) sectionné au-dessus du ganglion plexiforme (G.P.) et l'extrémité crâniale des fibres sympathiques postganglionnaires, sectionnées au-dessus du ganglion cervical supérieur (G.C.S.).
- En D : implantation directe de l'extrémité périphérique du nerf vague (X.) sectionné au-dessus du ganglion plexiforme (G.P.) dans le muscle long du cou (M.L.C.).









BUS

Figure 5 - En A et B : schématisation des travaux d'EVANS (cités par LIEBERMAN, 1971). En C : schématisation des travaux de ZALEWSKI (1969).

- En A : position normale des nerfs utilisés pour la suture. Les fibres sensitives du nerf vague (X.) ont leur corps cellulaire dans le ganglion plexiforme (G.P.) et se projettent dans le noyau du faisceau solitaire (F.S.), au niveau du bulbe rachidien (B.R.). Les fibres motrices du nerf hypoglosse (XII.) ont pour origine le noyau moteur bulbaire correspondant (N.XII.) et innervent les muscles de la langue. Les fibres sensitives du nerf glosso-pharyngien (IX.) ont leur corps cellulaire dans le ganglion d'Andersch (G.A.) et se projettent au niveau bulbaire dans le noyau du faisceau solitaire. Leur extrémité dendritique est en rapport avec les bourgeons du goût.
- En B : suture nerveuse croisée entre l'extrémité périphérique du nerf vague (X.) sectionné au-dessus du ganglion plexiforme (G.P.) et l'extrémité périphérique du nerf hypoglosse (XII.).
- En C : suture nerveuse croisée entre l'extrémité périphérique du nerf vague (X.) sectionné au-dessus du ganglion plexiforme (G.P.) et l'extrémité périphérique du nerf glosso-pharyngien (IX.).



F.S. N.X.

XII.



A

EUS UNE

-F.S.



G.P

X.





Figure 6 - Spectre de diamètre des fibres myélinisées du nerf spinal normal (N, en traits pleins) et du nerf spinal régénéré par ses propres fibres (Rg, en traits pointillés) chez un lapin en A, chez un chat en B.

> La distribution des fibres du nerf normal est bimodale, le spectre de diamètre des fibres du nerf spinal régénéré est déplacé vers la gauche dans les deux espèces.

Figure 7 - Coupes transversales d'un nerf spinal normal de Mouton, observées en microscopie électronique.

> Le nerf spinal est composé d'une dizaine de faisceaux de fibres myélinisées (FM) et de fibres amyéliniques (FA) noyées dans du collagène (Co). Deux faisceaux sont reconstitués à partir de coupes photographiées à un grossissement de 2000 fois pour établir le spectre de diamètre des fibres myélinisées. On notera la répartition bimodale des diamètres de ces fibres.





NERF SPINAL NORMAL Pourcentage



Figure 8 - Activités unitaires spontanées rythmées sur la respiration, recueillies dans le muscle sterno-cleïdo-mastoïdien (SCM), après une implantation directe chez un lapin (A), 8 mois après une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal" chez un chat (B-C).

> En A et B, une unité pulse à chaque inspiration visualisée soit par l'activité EMG du diaphragme (Di), soit par une déflexion vers le haut du pneumogramme (Pn).

En C, on recueille une unité tonique dont la fréquence de décharge double pendant l'inspiration.

Etalonnage de temps : 1 seconde.

SCM : électromyogramme du muscle sterno-cleïdomastoïdien du Lapin (A), du Chat (B-C).

Ecg : électrocardiogramme.

Pn : pneumogramme.



Figure 9 - Activité unitaire spontanée rythmée sur la respiration, recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral chez un mouton (Mh), porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitifspinal".

> En respiration normale, l'unité pulse en une salve de 4 potentiels à chaque inspiration (A). La durée des salves et la fréquence des potentiels augmentent lorsqu'on oblige le mouton à effectuer une respiration de plus en plus profonde (B, C, D). En D, l'unité pulse presqu'en permanence.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.

Po : pression intracesophagienne.

Pt : pression intratrachéale.

Figure 10 - Activités unitaires recueillies dans le muscle sternocleïdo-mastoïdien (SCM) chez un lapin (A) 8 mois après une implantation directe, chez un chat (B) porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal".

> En C et D, les activités sont recueillies dans le muscle mastoïdien-huméral (Mh) chez un mouton porteur d'une suture nerveuse croisée "vague-sensitif-spinal".

En A, B et C, on recueille 2 types d'unités lors d'une déglutition à vide, des unités précoces laryngées (L) et des unités plus tardives oesophagiennes (1, 2).

En D, on fait apparaître une unité laryngée lorsqu'on exerce une pression externe sur le larynx (barres horizontales). Cette unité pulse spontanément à une fréquence plus élevée lors d'une déglutition à vide (flèche).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

SCM : électromyogramme du muscle sterno-cleïdomastoïdien du Lapin (A), du Chat (B).

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.





Figure 11 - Activités recueillies dans le muscle sterno-cleïdomastoïdien (SCM) chez un lapin anesthésié, porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal".

En A, la stimulation locale de la paroi gastrique par une pointe mousse (barres horizontales) induit l'apparition d'une unité gastrique.

En B, la distension de l'oesophage cervical entraîne une augmentation de l'activité de base (1), puis l'apparition d'une unité oesophagienne qui pulse à fréquence élevée (2) (60 Hz).

En C, la distension de l'oesophage thoracique provoque la décharge d'une unité oesophagienne de type "on-off" à l'installation et à l'arrêt de la stimulation.

Etalonnage de temps : 1 seconde.

SCM : électromyogramme du muscle sterno-cleïdomastoïdien du Lapin.

Po : pression intraoesophagienne.



Figure 12 - Activités unitaires recueillies dans le muscle sternocleïdo-mastoïdien (SCM) chez un chat anesthésié porteur d'une suture "vague sensitif-spinal".

En A, une unité oesophagienne pulse en 1 ou 2 potentiels pendant la contraction de l'oesophage induite par la stimulation périphérique par choc unique du nerf vague contralatéral.

En B, une unité qui pulse spontanément est activée pendant et après la stimulation itérative du nerf vague contralatéral (barre horizontale).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

SCM : électromyogramme du muscle sterno-cleidomastoïdien du Chat.

Po : pression intracesophagienne.



Figure 13 - Influence de la tension de la stimulation sur les réponses évoquées par la stimulation vagale (0,1 ms) dans le muscle réinnervé, chez un chat porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal" (ACE) et chez un lapin porteur d'une implantation directe du vague sensitif dans le muscle sterno-cleïdo-mastoïdien (BDF).

Chez le Chat, l'augmentation progressive de l'amplitude du choc de 20 (A) à 24 (C), puis 30 volts (E) permet de recruter des unités de latence de plus en plus grande (1,2,3). A l'inverse chez le Lavin, l'augmentation de l'amplitude du choc de 18 (D) à 20 volts (F) fait apparaître une réponse (2) plus précoce que la réponse (1).

IL.

Etalonnage de temps : 25 ms (ACE), 10 ms (BDF).



Figure 14 - Influence de la fréquence de stimulation sur un potentiel de réinnervation polyphasique évoqué par la stimulation vagale (40 V - 0,1 ms), chez un lapin porteur d'une implantation directe du vague sensitif dans le muscle sternocleīdo-mastoīdien.

L'augmentation de la fréquence de 1 (A) à 2 (B), 3 (C), 4 (D), 5 (E), 10 (F), 50 (G), 60 (H), 80 (I) chocs par seconde ne modifie pas les caractéristiques du potentiel recueilli. La plaque motrice suit les fréquences de stimulation élevées.

Etalonnage de temps : 5 ms.



Figure 15 - Influence de la fréquence de stimulation sur les potentiels de réinnervation évoqués par la stimulation vagale (25 V -0,1 ms), chez un lapin (A à F) et un mouton (G à I) porteurs d'une suture nerveuse croisée "vague-sensitif-spinal".

Chez le Lapin, on recueille en A 2 potentiels de réinnervation (1) et (2), de latence différente, à la suite de la stimulation par un seul choc du vague suturé. L'augmentation de la fréquence des chocs à 2 (B), 5 (C), 10 (D), 25 (E), 50 (F) par seconde ne modifie pas les caractéristiques de la première réponse : seule la latence de la seconde diminue lorsque la fréquence des chocs atteint 10 par seconde.

Chez le Mouton, la stimulation par un train de chocs de 10 secondes de durée ne modifie pas la réponse de la fibre musculaire réinnervée, lorsque la fréquence des chocs augmente de 1 (G) à 10 (H) puis 20 (I) par seconde.



Figure 16 - Réponses du muscle sterno-cleïdo-mastoïdien réinnervé, évoquées par des stimulations portées à deux niveaux, proximal (A-B) et distal (C-D), sur le tronc cervical du vague suturé chez un lapin (A-C) et un chat (B-D). Les potentiels évoqués par la stimulation proximale sont de latence plus courte que ceux évoqués par la stimulation distale.

> Chez le Lapin (A-C), la distance entre les électrodes étant de 21 mm, la différence de latence de 4 ms permet de calculer la vitesse de conduction (5,2 m/s) de la fibre stimulée.

> Chez le Chat (B-D), les potentiels de réinnervation (1) et (2) résultent de la stimulation de fibres qui conduisent respectivement à 13,1 m/s et 2,6 m/s (distance entre les électrodes : 31 mm).

> > BIIS

Etalonnage de temps : A et C : 10 ms. B et D : 25 ms. Figure 17 - Histogramme des vitesses de conduction des fibres vagales qui ont réinnervé le muscle dans les 3 espèces étudiées.

> Dans chaque espèce, la majorité des fibres dont la stimulation déclenche un potentiel de réinnervation conduisent à des vitesses de 6 à 18 m/s. Ce sont des fibres de petit diamètre.

- M : mouton.
- L : lapin.
- C: chat.



(AUG) (ULE)



Figure 18 - Action de la xylocaïne sur des potentiels de réinnervation évoqués par la stimulation vagale (30 V - 0,1 ms) chez un lapin porteur d'une implantation directe du vague sensitif dans le muscle sterno-cleïdo-mastoïdien. L'anesthésique est appliqué sur le tronc vagal entre les électrodes de stimulation et le point d'insertion.

En A, on recueille avant l'application de l'anesthésique 2 potentiels (1) et (2) distincts par leur amplitude et leur latence. Les enregistrements B à F sont effectués 5, 10, 20 30 et 45 secondes après l'application de xylocaïne. La réponse (2) de longue latence disparaît avant La réponse (1) de latence plus courte.

Etalonnage de temps : 25 ms.





Figure 19 - Action d'un curarisant sur des potentiels de réinnervation évoqués par la stimulation vagale (22 V - 0,1 ms) chez un lapin porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitifspinal".

En A, on recueille avant l'injection du curarisant 2 potentiels, l'un de forme simple et de courte latence (1), l'autre polyphasique de latence plus grande (2). Les enregistrements B à F sont effectués 30, 45, 60, 75 et 90 secondes après l'injection de la drogue : la réponse (2) disparaît avant la réponse (1).

Etalonnage de temps : 10 ms.

(BUS)

Ċ.



Figure 20 - Action de l'anesthésie locale au niveau cervical du nerf vague suturé, sur des activités unitaires recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh), chez un mouton éveillé porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal".

En A, on recueille dans le muscle mastoïdo-huméral réinnervé (Mh) au cours de 3 déglutitions successives une unité laryngée (L), suivie d'une unité oesophagienne (1) contemporaine de l'augmentation de la pression intradesophagienne (Po).

En B, 5 minutes après la perfusion de l'anesthésique local, l'unité (L) subsiste et l'unité oesophagienne (1) manque au moment de la contraction.

En C, on recueille à nouveau l'unité 1, 45 minutes après le début de l'expérience, à chaque déglutition spontanée. Etalonnage de temps : 2,5 secondes.



Figure 21 - Même expérience que pour la figure précédente.

En A on recueille une unité gastrique (1) contemporaine du début de la contraction du rumen (Pg = pression intragastrique) et une unité laryngée (L) au cours d'une déglutition.

En B, 5 minutes après la perfusion de l'anesthésique, l'unité (1) disparaît, tien que la contraction soit toujours présente. L'unité (L) subsiste.

En C, on recueille à nouveau l'unité (1) au même moment par rapport à la contraction, 60 minutes après le début de l'anesthésie.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

Figure 22 - Coupes longitudinales de ganglions plexiformes colorées par le violet de Crésyl.

1 à 3 : aspects du ganglion plexiforme témoin chez le Chat, à différents grossissements.

6.0

- 4 à 6 : aspects du ganglion plexiforme après une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal" chez le Chat. De très nombreuses cellules subsistent. Le corps de Nissl, très coloré, est souvent plus condensé autour du noyau que dans une cellule du ganglion témoin.
- 7 à 12 : aspects du ganglion plexiforme après une réimplantation directe du nerf vague sensitif dans le muscle sterno-cleïdo-mastoïdien chez le Chat (7 à 9) et le Lapin (10 à 12). Les cellules sont peu nombreuses et localisées à un pôle du ganglion.





Figure 23 - Présence de corps cellulaires marqués par la peroxydase du Raifort (l à 4) sur une coupe longitudinale de ganglion plexiforme chez un mouton porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal". Les agrandissements proposés concernent chacune des 4 cellules qui présentent des différences dans l'intensité de leur marquage.



(BUS)

Figure 24 - Exemples de cellules du ganglion plexiforme, marquées par la peroxydase du Raifort chez un mouton porteur d'une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal".

9

La taille des cellules est variable ainsi que l'intensité de leur marquage.



BUS


Figure 25 - Spectres de diamètre des fibres myélinisées du nerf spinal normal (N, en traits pleins) et du nerf spinal réinnervé (Ri, en traits pointillés) chez le Lapin.



On note un déplacement du spectre du nerf spinal réinnervé vers les petits diamètres. 83 % des fibres myélinisées ont un diamètre compris entre 2 et 4 μ .



Figure 26 - Spectres de diamètres des fibres myélinisées du nerf spinal normal (N, en traits pleins) et du nerf spinal réinnervé (Ri, en traits pointillés) chez le Chat (A) et le Mouton (B).

Dans les deux espèces, la répartition des fibres du nerf réinnervé est unimodale et déplacée vers les petits diamètres. Les fibres d'un diamètre supérieur à 12 μ n'existent plus. Figure 27 - Coupes transversales d'un nerf spinal réinnervé chez un Mouton, observées en microscopie électronique.

> Le nerf spinal réinnervé est composé de plusieurs faisceaux plus ou moins habités par des fibres myélinisées (FM) et amyéliniques (FA). Les mailles des anciennes fibres subsistent au sein d'un collagène (Co) important et sont colonisées par 1 ou 2 nouvelles fibres myélinisées de petit diamètre (S : cellule de Schwann). A la différence du nerf spinal normal, le spectre de diamètre des fibres myélinisées est unimodal. Il n'existe plus de fibres dont le diamètre est supérieur à 10-12 μ . Le spectre présente un pic entre 2 et 4 μ .







Figure 28 - Mise en évidence chez un lapin et un chat de sites acetylcholinestérasiques dans le muscle sterno-cleïdo-mastoïdien témoin et le muscle réinnervé après une suture nerveuse croisée "vague sensitif-spinal".

> chez le Lapin : 1 : plaques motrices du muscle témoin, à faible grossissement (x 15)

> > 2 et 4 : sites acetylcholinestérasiques à faible (x 15) et moyen grossissement (x 34) dans une même zone du muscle réinnervé où nous avons obtenu des réponses électrophysiologiques

3 et 5 : absence de sites acetylcholinestérasiques dans une même zone du muscle réinnervé où nous n'avons pas obtenu de réponses électrophysiologiques.

- chez le Chat : 6 et 9 : plaques motrices du muscle témoin à faible (x 15) et moyen (x 34) grossissements.
 - 7 et 10 : sites acetylcholinestérasiques à faible (x 15) et moyen (x 34) grossissements d'une même zone du muscle réinnervé où nous avons obtenu des réponses électrophysiologiques. Leur densité est moindre que celles des plaques motrices du muscle témoin
 - 8 et 11 : sites acetylcholinestérasiques à faible (x 15) et moyen (x 34) grossissements dans une même zone du muscle réinnervé, où nous n'avons pas obtenu de réponses électrophysiologiques. Leur présence est amputée à l'existence d'une réinnervation dans cette zone par des collatérales issues d'axones des nerfs rachidiens cervicaux.

Les microphotographies 1 à 3 et 6 à 8 sont prises au même grossissement $(x \ 15)$, les microphotographies 4 et 5 et 9 à 11 à un grossissement moyen $(x \ 34)$.







ិនបូន មូបជ្

- Figure 29 Mise en évidence chez un mouton de sites acetylcholinestérasiques dans le muscle mastoïdo-huméral témoin et le muscle réinnervé après une suture nerveuse croisée "vague sensitifspinal".
 - 1-2-3 : plaques motrices du muscle témoin à différents grossissements.
 - 4-5-6 : sites acetylcholinestérasiques dans une même zone du muscle réinnervé où nous n'avons pas obtenu de réponses électrophysiologiques spontanées ou évoquées. Leur présence est imputée à l'existence d'une réinnervation par des collatérales issues d'axones des nerfs rachidiens cervicaux.
 - 7-8-9-10 : sites acetylcholinestérasiques dans deux zones distinctes du muscle réinnervé où nous avons obtenu des réponses électrophysiologiques spontanées ou évoquées. Leur densité est moins importante que dans le muscle normal.

Les microphotographies 1-4-7-9 sont prises à faible grossissement (x 12), les microphotographies 2-5-8-10 à un grossissement moyen (x 30), les microphotographies 3 et 6 à un plus fort grossissement (x 80).



BUS



Figure 30 - Enregistrements d'unités linguales recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

En A, une unité (1) pulse en plusieurs salves brèves rythmées sur la mastication avant une déglutition. Cette dernière est caractérisée par la décharge d'une unité laryngée (L) et d'une unité oesophagienne (2) plus tardive.

En B, une unité pulse en 2 ou plusieurs salves pendant la stimulation tactile des lèvres (traits horizontaux).

Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.

Figure 31 - Enregistrements d'une unité linguale (1) recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton au cours de la mastication mérycique. Les enregistrements sont effectués au cours de 2 cycles

de rumination successifs (A et B ; C, D et E).

En A et B, l'unité (1) pulse à partir du 47ème cycle masticatoire en des salves de plus en plus importantes entre deux électromyogrammes successifs du masséter (Ma).

En C, D et E, la même unité pulse dès le 34ème cycle masticatoire selon le même décours qu'à la rumination précédente. Le moment des déglutitions est apprécié par l'enregistrement d'une unité pharyngée (P), suivie de la décharge d'une unité laryngée (L) et d'une unité oesophagienne (2).

Les flèches signalent la déglutition finale qui termine chacune des deux ruminations.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.

Ma : électromyogramme du masséter.



BUS

Figure 32 - Enregistrements d'unités pharyngées (P) et laryngées (L) recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> On observe en A, B et D que l'unité précoce pharyngée (P) pulse toujours avant l'unité laryngée (L) au cours des déglutitions. On notera en B que la dernière salve d'une unité linguale (1) identique à l'unité observée sur la figure 31, précède immédiatement la décharge des deux unités (P) et (L).

En C, les deux unités (P) et (L) sont recueillies au début de la régurgitation d'un bol. L'unité pharyngée (P) pulse en une salve de 1,7 seconde qui débute 2 secondes avant la première mastication du bol régurgité. L'unité laryngée (L) pulse en 2 salves dont la seconde est synchrone de la première déglutition qui suit la régurgitation.

En D et E, on enregistre les deux mêmes unités (P) et (L)pendant une déglutition à vide en D, pendant la distension de la cavité pharyngée en E. Qninote dans ce dernier cas une augmentation de la décharge de l'unité P.

Etalonnage de temps : en A, C, D, E : 1 seconde. en B, 2,5 secondes. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Ma : électromyogramme du masséter. Pp : pression pharynnienne.





Figure 33 - Enregistrements d'unités pharyngée (P) et laryngée (L) recueillies au début de la rumination.

En A, l'enregistrement est identique à celui de la figure 32 C. Les tracés B et C sont empruntés à ROUSSEAU (1970).

Nous avons aligné les trois tracés A, B, C sur des évènements communs, la chute de la pression trachéale (Pt) contemporaine de l'inspiration forcée et le premier électromyogramme du masséter (Ma) qui signe la présence du bol régurgité dans la bouche.

On note que l'électromyogramme d'un muscle responsable de la fermeture du nasopharynx (Np) est contemporain de la salve de l'unité pharyngée (P). L'électromyogramme (G) des muscles adducteurs des cordes vocales (muscles thyro-aryténoïdiens) se produit au même moment que la décharge de l'unité laryngée (L).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.

Figure 34 - Enregistrements pluri-unitaires d'unités oesophagiennes recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton, au cours de 4 déglutitions à vide.

> Les différentes unités oesophagiennes (1 à 4) apparaissent avec des délais variables par rapport à la décharge de l'unité laryngée (L).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromoygramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton



RUS

Figure 35 - Enregistrements d'une unité oesophagienne (1) recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> En A, l'unité oesophagienne pulse 1,7 seconde après le début de l'unité laryngée (L) lors d'une déglutition à vide.

En B, la même unité pulse juste avant l'accident ("c") du tracé dynamique de pression (Po) lors d'un péristaltisme primaire.

En C, elle apparaît d'abord au cours d'une déglutition à vide (L - 1), puis au cours d'un péristaltisme secondaire déclenché par le gonflement d'un ballonnet dans l'oesophage. Etalonnage de temps : 2,5 secondes. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne.



BUS

Figure 36 - Enregistrements d'une unité oesophagienne (1) recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> En A, l'unité oesophagienne (1) pulse au cours d'une déglutition à vide, 1,6 seconde après le début de l'unité laryngée (L).

En B, elle apparaît pendant et après l'accident "c" du tracé dynamique de pression (Po). Elle pulse pendant une salve plus importante que pendant la déglutition à vide. On notera la salve contemporaine de la distension du ballonnet dans le pharynx, qui correspond à l'activation d'un récepteur pharyngé.

En C, la salve de l'unité oesophagienne (1) est nettement moins importante lors d'un péristaltisme secondaire. L'expérience est suivie par une déglutition à vide (L - 1). Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne.



(905 (101)



Figure 37 - Répartition des unités oesophagiennes en fonction des intervalles de temps (Ts) qui séparent leur apparition du début de la salve laryngée.

On notera une distribution bimodale de ces délais qui traduit une répartition des récepteurs en deux zones importantes, l'oesophage cervical à l'entrée de la poitrine et l'oesophage distal (thoracique et abdominal). Figure 38 - Evolution de la durée (D) de la salve émise par les récepteurs oesophagiens au cours d'une déglutition à vide en fonction de leur localisation. Celle-ci est appréciée par l'intervalle de temps (Ts) séparant le début de la salve laryngée de l'activation du récepteur.

> La durée de la salve est d'autant plus importante que l'intervalle de temps est grand : les récepteurs de l'oesophage thoracique et abdominal pulsent en une salve dont la durée est en moyenne deux fois plus élevée que celle des récepteurs de l'oesophage cervical.



BUS



Figure 39 - Modifications de la décharge de récepteurs oesophagiens au cours de déglutitions successives. Sur chaque tracé le début de chaque déglutition est indiqué par la décharge d'un même récepteur laryngé (L).

> En A, on enregistre l'activité d'un récepteur oesophagien (1) lors d'une déglutition isolée. Lorsque deux déglutitions se produisent à une seconde d'intervalle, le récepteur (1) reste silencieux lors de la première déglutition.

En B, on recueille l'activité de trois récepteurs (1, 2, 3). Le récepteur (2) cesse rapidement de pulser, le récepteur (3) reste silencieux car une seconde déglutition se produit avant la fin de la première.

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.





Figure 40 - Influence de la présence d'un bol de volume constant sur l'activité de récepteurs oesophagiens ; le début des déglutitions est signalé par la salve d'un récepteur laryngé (L).

> Tracés A, B, C : en A 2 récepteurs oesophagiens (1 et 2) sont stimulés lors d'une déglutition à vide. La salve du récepteur (1) est augmentée au cours de la déglutition d'un ballonnet (B), de même que pendant le péristaltisme secondaire (C). La salve du récepteur (2), inchangée en (B), n'apparaît pas en C.

ŧ.c

Tracés en D, E, F : en D, un récepteur oesophagien (1) est stimulé lors d'une déglutition à vide. Son activité n'est pas modifiée par la présence du ballonnet au cours du péristaltisme primaire (E). Elle est réduite, lorsqu'on déclenche un péristaltisme secondaire (F) en distendant l'oesophage par un volume identique.

Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne. Figure 41 - Influence du volume du bol sur l'activité d'un récepteur oesophagien. La salve laryngée (L) marque le début des déglutitions.

> En A, un récepteur de l'oesophage abdominal (2) est stimulé par le passage de l'onde péristaltique au cours d'une déglutition à vide.

En B, son activité est augmentée lorsqu'on fait déglutir à l'animal, un ballonnet gonflé de 20 ml d'air (flèche).

En C et D, des volumes de 30 et 40 ml d'air ne provoquent pas d'augmentation supplémentaire de sa décharge. On notera qu'un récepteur (1) de l'oesophage cervical bas de seuil vraisemblablement plus élevé est également stimulé. Sa décharge est d'emblée maximale.

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne.



Figure 42 - Activité de récepteurs oesophagiens pendant la régurgitation.

En A, 5 unités distinctes traduisent la mise en jeu d'un récepteur laryngé (L), et de 4 récepteurs oesophagiens localisés à différents niveaux (1 à 4) pendant la déglutition d'un bol.

En B et C, seuls les récepteurs de l'oesophage thoracique (3 et 4) pulsent en une longue salve avant l'inspiration forcée de rumination (C), puis plus brièvement à la fin de l'accident respiratoire (flèche). Les récepteurs de l'oesophage cervical (1 et 2) restent silencieux.

٤.

On note en C une activité (S) qui apparaît spécifique car elle est présente seulement à la régurgitation.

En E, on retrouve la décharge des 5 unités (L, 1 à 4) lors de la déglutition qui suit la régurgitation. Les tracés A, B, C, D, E se font suite aux points de recouvrement.

Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pt : pression intratrachéale.



BUS



Figure 43 - Activité d'un récepteur oesophagien pendant l'éructation.

En A, un récepteur de l'oesophage abdominal (1) pulse tardivement (1900 ms) après le récepteur laryngé (L) en une brève salve. On note sur la ligne du bas, l'augmentation de la pression gastrique (Pg) contemporaine de la contraction primaire du rumen dorsal.

En B, à l'éructation, le récepteur oesophagien pulse une salve de 750 ms au sommet de la contraction secondaire du rumen. L'éructation est suivie d'une déglutition (L, 1) pour laquelle les évènements enregistrés sont identiques à ceux observés en A.

Les tracés A et B se font suite aux points de recouvrement. Etalonnage de temps : 2,5 secondes. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique.



Figure 44 - Enregistrements de l'activité d'un récepteur de l'oesophage thoracique chez le Mouton anesthésié.

> On recueille sur le tracé du haut l'activité du récepteur, selon la technique de MEI, à l'aide d'une microélectrode extracellulaire implantée dans le ganglion plexiforme, chaque fois que l'oesophage est distendu par un ballonnet gonflé de 30 ml d'air. Le récepteur pulse à partir d'un certain niveau de distension.

Les tracés A, B et C se font suite aux points de recouvrement. Etalonnage de temps : 1 seconde. Po = pression intraoesophagienne.



Figure 45 - Effet de la distension sur l'activité d'un récepteur de l'oesophage abdominal.

En A, une faible distension de l'oesophage abdominal stimule un récepteur (3) qui pulse en une salve pendant le maintien du stimulus.

En B, le ballonnet est entraîné par une déglutition au cours de laquelle pulsent successivement un récepteur laryngé (L), deux récepteurs oesophagiens (1 et 2) et le récepteur de l'oesophage abdominal (3). Le moment d'apparition de la salve (3) au sommet de l'accident "c" confirme la localisation très distale de ce récepteur.

Les tracés A et B se font suite aux points de recouvrement. Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne. Figure 46 - Activité de récepteurs oesophagiens pendant des contractions locales réflexes.

De A à C, un ballonnet est modérément gonflé dans l'oesophage thoracique. Une déglutition qui débute par l'activité d'un récepteur laryngé (L), met en jeu un récepteur oesophagien dont la salve est composée de potentiels de grande amplitude (1). La déglutition induit des contractions réflexes. Le récepteur (1) pulse en salves contemporaines du début des contractions locales. En C, la déglutition (flèche) qui arrive au cours de la séguence n'augmente pas la décharge du récepteur.

Les tracés A, B, C se font suite aux points de recouvrement.

En D, la distension (flèche) de l'oesophage cervical haut entraîne des contractions réflexes et l'activité synchrone d'un récepteur de cette région. On note le renforcement de l'activité du récepteur au moment des déglutitions : il pulse en une salve de potentiels de fréquence élevée, immédiatement après la décharge du récepteur laryngé (L).

Etalonnage de temps : 1 seconde en A, B, C. 2,5 secondes en D.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne.



BUS

Figure 47 - Activité de 2 récepteurs de l'oesophage cervical pendant une série de contractions locales réflexes.

> On étudie en A et B l'activité d'un récepteur de l'oesophage cervical haut. En A, une faible distension (flèche) n'induit pas de contractions réflexes ; l'animal fait 2 déglutitions successives signalées par l'activation d'un récepteur laryngé (L) suivie de celle immédiate d'un récepteur de l'oesophage cervical haut (1). Une distension plus forte (2ème flèche) induit une série de contractions réflexes. Le récepteur de l'oesophage cervical haut (1) ne pulse pas au moment de la distension mais à chaque contraction, lorsqu'on réussit à maintenir le ballonnet dans la zone du récepteur. On note que l'activité de ce récepteur varie peu d'une salve à l'autre sauf lorsqu'une déglutition spontanée (L), survient pendant le cycle de contractions (tracé B).

En C et D, la distension de l'oesophage cervical bas (flèche) est suivie d'une déglutition (L, 1) qui semble amorcer une série de contractions réflexes sur le ballonnet, maintenu captif. Un récepteur pulse en salves dont l'importance diminue au cours des 4 premières contractions, puis reste silencieux pendant les deux suivantes. On fait réapparaître l'activité de ce récepteur si l'on retire légèrement le ballonnet vers l'amont.

Les tracés A et B se font suite aux points de recouvrement, de même que les tracés C et D.

Etalonnage de temps : 1 seconde. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po = pression intraoesophagienne.





 $\begin{pmatrix} 398\\ 0016 \end{pmatrix}$

.


Figure 48 - Modifications de l'activité d'un récepteur de l'oesophage thoracique en fonction de la position du ballonnet.

En A, la distension étant vraisemblablement réalisée en regard du récepteur, l'activité (1) de ce dernier est contemporaine de chaque contraction réflexe. Lorsqu'on retire le ballonnet d'une dizaine de centimètres vers l'amont, on enregistre 3 contractions successives mais le récepteur reste silencieux.

En B, on libère le ballonnet qui tend à rejoindre progressivement la zone du récepteur. Ce dernier pulse de façon irréqulière pendant les contractions oesophagiennes.

Les tracés A et B se font suite aux points de recouvrement. Etalonnage de temps : 2,5 secondes. Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne. Figure 49 - Modifications de l'activité d'un récepteur de l'oesophage thoracique en fonction de la position du ballonnet. Il s'agit du récepteur dont on a étudié le comportement dans la figure 48.

> En A, le ballonnet est modérément gonglé et maintenu captif dans l'oesophage thoracique. Une déglutition dont le début est marqué par une salve laryngée (L) stimule le récepteur (1) et induit une série de contractions réflexes. Chaque contraction a tendance à entraîner le ballonnet vers l'aval. Il est ramené et maintenu en regard du récepteur par l'expérimentateur. La salve apparaît toujours au même moment des variations de la pression oesophagienne, et le nombre de potentiels augmente à chaque salve.

En B et C, le maintien du ballonnet selon le même protocole pendant une période plus longue prolonge la séquence des contractions réflexes. L'activité du récepteur pendant ces contractions est toujours supérieure à celle observée pendant la première contraction.

Les tracés B et C se font suite aux points de recouvrement. Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Po : pression intraoesophagienne.



.

Figure 50 - Effet de la distension amont de l'oesophage sur l'activité de récepteurs au cours d'une série de contractions locales.

En A, le gonflement d'un ballonnet dans l'oesophage thoracique (flèche 1) déclenche des contractions réflexes (Po 1) et l'activité en salves d'un récepteur (1). On gonfle un second ballonnet 3 à 4 centimètres (Po 2) en amont du premier ballonnet (flèche 2). Le récepteur (1) pulse en salves synchrones des contractions qui subsistent et se superposent à un niveau supérieur au niveau de base. On recueille en même temps l'activité tonique d'un second récepteur, visible entre les salves émises par le premier.

En B et C, on réalise le même protocole (flèche 1 et 2) mais le second ballonnet est gonflé 10 centimètres en amont du premier. On observe dans ce cas un arrêt des contractions sur le ballonnet (Po 1) et le silence du récepteur. L'arrêt de la distension (flèche 3) par le second ballonnet fait réapparaître les activités.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

- Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.
- Po 1 : pression intracesophagienne au niveau du premier ballonnet.
- Po 2 : pression intraoesophagienne au niveau du deuxième ballonnet.



(1115) (1114)



Figure 51 - Enregistrements des phénomènes moteurs gastriques chez le Mouton éveillé.

> On enregistre de haut en bas l'électromyogramme du réseau (RE) du rumen dorsal (Ru D), du rumen ventral (Ru V) et la pression globale intraruminale (P Ru).

La figure montre deux cycles gastriques successifs. Le premier, complet, présente les deux séquences A et B. Au cours de la séquence A, le cycle débute par la contraction du réseau, suivie de la contraction primaire du rumen (D 1, V 1). La contraction secondaire ou éructative du rumen (D 2, V 2) caractérise la séquence B. Le second cycle n'est constitué que par la séquence A.



Figure 52 - Enregistrements simultanés de la tension des parois du réseau (Pr) et de la pression intragastrique (Pg).

Les variations de tension sont recueillies par l'intermédiaire de microballonnets insérés dans la paroi musculaire. La pression intragastrique est recueillie globalement par un ballonnet introduit dans le rumen par la voie naso-oesophagienne. La deuxième (2) phase de la contraction du réseau est contemporaine du début de la contraction primaire du rumen, début choisi comme l'origine des temps (t.0).

Etalonnage de temps : 2,5 sec.

- Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.
- Pr : variations de la pression recueillie dans un micro-

ballonnet inséré entre les deux couches musculaires du réseau.

Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.

1 : première phase de la contraction du réseau.

Figure 53 - Enregistrements de 3 unités gastriques de type I recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> Les enregistrements A et B se font suite aux points de recouvrement. Une unité pulse très précocement en une seule salve qui débute avant la contraction primaire du rumen.

En C, l'unité pulse en une salve de potentiels de fréquence plus élevée à t-4 au début du cycle gastrique. L'accident de pression contemporain correspond au contre-coup de la contraction biphasique du réseau sur le ballon placé dans le rumen.

En D, l'unité pulse en une salve de potentiels de fréquence élevée juste avant le début de la contraction du rumen.

En E, une unité pulse en une salve au début de la contraction du rumen, puis très tardivement sous forme de potentiels isolés.

Etalonnage de temps : 1 seconde en A et B.

2,5 secondes en C, D et E.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.

Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.



Figure 54 - Enregistrements de 3 unités gastriques de type II recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> En A, une unité pulse en une salve, au tout début de la première phase de la contraction biphasique du réseau à t-4, puis en un potentiel après la deuxième salve plus marquée de la contraction biphasique.

En B, une unité pulse en une salve précoce à t-6, puis en une salve de potentiels de fréquence nettement plus faible, contemporaine du début de la contraction du rumen.

En C, les deux salves d'une unité apparaissent plus précocement et sont contemporaines de la contraction du réseau. La durée de la seconde salve et la fréquence moyenne des potentiels sont doublées par rapport aux mêmes caractéristiques de la première salve.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

- Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton
- Pr : variations de la pression recueillie dans un microballonnet inséré entre les deux couches musculaires du réseau

Pg: pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.





Figure 55 - Enregistrements d'une unité gastrique de type II dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

En A, l'unité pulse pendant la contraction biphasique du réseau (a-b). La salve contemporaine de la deuxième contraction est réduite à 2 potentiels.

En B, l'unité pulse en trois salves, chacune contemporaine de la contraction triphasique du réseau (e, a, b) qui caractérise la rumination. La phase (e) correspond à l'extracontraction de rumination qui précède la contraction biphasique normale (a, b). On notera également que la salve de la phase (b) de la contraction normale est toujours réduite à 2 potentiels.

Etalonnage de temps : 1 seconde

- Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.
- Pr : variation de la pression recueillie dans un microballonnet. inséré entre les deux couches musculaires du réseau.

Figure 56 - Enregistrements de 2 unités gastriques de type III recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> Les tracés A et B se font suite aux points de recouvrement: Une unité pulse en une très longue salve de 15 secondes qui débute en même temps que la contraction du rumen.

> Les tracés C et D se font suite aux points de recouvrement. Une unité pulse au même instant en une salve du durée plus faible égale à 8 secondes.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes en A et B. 1 seconde en C et D.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique récueillie dans le rumen dorsal.





Figure 57 - Enregistrements de 2 unités gastriques de type III recueillies dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> En A, une unité pulse en une salve de 5 secondes contemporaine de la contraction primaire du rumen.

> En B et C, une autre unité pulse de la même façon au moment de la contraction primaire du rumen (B) mais reste silencieuse au cours de la contraction secondaire éructative (E) visible sur le tracé C.

Les tracés B et C se suivent sans recouvrement. Etalonnage de temps : 2,5 secondes. Mh : électromyogramme du muscle mostoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.



Figure 58 - Enregistrement d'une unité gastrique de type IV recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> Les tracés A à D se font suite aux points de recouvrement. L'unité pulse en une première salve contemporaine de la contraction primaire du rumen (A et B). La seconde salve constituée de potentiels de fréquence plus élevée débute 4 secondes avant la contraction éructative. Elle cesse au sommet de celle-ci au moment de l'éructation (E).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.



Figure 59 - Enregistrement d'une unité gastrique de type IV recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> Les tracés A à C se font suite aux points de recouvrement. L'unité pulse en une première salve contemporaine de la fin de la contraction primaire du rumen (A). La seconde salve composée de bouffées de potentiels cesse à la fin de la contraction secondaire éructative (E). A la différence de l'unité du même type présentée dans la fig. 58, cette unité continue à pulser après l'éructation E.

Etalonnage de temps : 1,5 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.





Figure 60 - Enregistrement d'une unité de type V recueillie dans le muscel mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

L'unité pulse en une première salve précoce, contemporaine de la première phase de la contraction biphasique du réseau (Pr), la seconde apparaît tardivement à la fin de la contraction primaire du rumen (Pg).

Etalonnage de temps : 1 seconde.

- Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton.
- Pr : variations de la pression recueillie dans un microballonnet inséré entre les deux couches musculaires du réseau.
- Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.

Figure 61 - Enregistrement d'une unité gastrique de type V recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

> Les tracés A à D se font suite aux points de recouvrement. Les tracés À à C correspondent à un cycle moteur complet, le tracé D au début du cycle suivant. L'unité pulse en 4 salves.

 En A, la première salve apparait 9 secondes avant t = 0 pendant la contraction du réseau. La seconde est contemporaine de la contraction primaire du rumen (C.G.).

En B, une troisième salve est recueillie entre la contraction primaire et la contraction secondaire éructative (E).

En C, l'unité pulse en une quatrième salve de longue durée au cours de laquelle la fréquence des potentiels croît progressivement jusqu'au moment de l'éructation (E).

En D, le décours temporel de l'unité au début du cycle suivant est identique à celui observé sur le tracé A.

Etalonnage de temps : 2,5 secondes.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.



ins)



Figure 62 - Enregistrement d'une unité gastrique de type VI recueillie dans le muscle mastoïdo-huméral (Mh) chez le Mouton.

Les tracés A à D se font suite sans recouvrement. L'unité pulse de façon tonique pendant toute la durée du cycle. Sa fréquence de décharge augmente de 3 à 6 potentiels par seconde avant (B) et pendant la contraction primaire du rumen (C) dont le début est signalé par la flèche t.o.

Etalonnage de temps : 1 seconde.

Mh : électromyogramme du muscle mastoïdo-huméral du Mouton. Pg : pression intragastrique recueillie dans le rumen dorsal.



Figure 63 - Schéma récapitulatif montrant les modalités de décharge des unités gastriques de type I à VI.



Figure 64 - Schéma du vague thoracique.

Les nerfs vagues droit (XD) et gauche (XG) se divisent en une branche supérieure et inférieure.

Les deux branches supérieures situées à la surface de l'oesophage (Oe) se réunissent pour former le tronc vagal dorsal (TVD).Les deux branches inférieures se réunissent et constituent le tronc vagal ventral (TVV).

Les flèches indiquent les niveaux de la section intrathoracique du vague droit.



Figure 65 - Réponses du réseau à la stimulation des nerfs vagues, chez un Mouton dont le ganglion plexiforme gauche est sectionné.

> On recueille l'électromyogramme du réseau (RE). En A, la stimulation du nerf vague droit intact provoque dès le début de la stimulation itérative (trait horizontal) une réponse motrice de faible latence. On enregistre 7 secondes plus tard une réponse tardive qui résulte de la mise en jeu des centres bulbaires par les afférences droites restées intactes.

En B, la stimulation du nerf vague gauche lésé (trait horizontal) n'est suivie que de la réponse réticulaire motrice, de brève latence. L'absence de la réponse tardive traduit la réalité de la déafférentation unilatérale gauche après la section du ganglion plexiforme gauche. $R_{E_{i}} = \frac{1}{10^{4} + 10$

Figure 66 - Influence de la prise alimentaire sur la motricité gastrique.

On enregistre de haut en bas l'électromyogramme du réseau (RE), du rumen dorsal (RuD), du rumen ventral (RuV) et les variations de la pression intraruminale (P Ru).

La fréquence des contractions réticulo-ruminales augmente de 1,2 à 3,2 par minute pendant la prise alimentaire (trait horizontal). Elle diminue rapidement à 1,6 contraction par minute dans les 5 minutes qui suivent la fin du repas. Figure 67 - Evolution de la fréquence des contractions gastriques au cours de la période postprandiale avant (N) et après la déafférentation (D).

Les fréquences sont exprimées en pour-cent des fréquences préprandiales. Elles correspondent aux moyennes calculées à partir d'enregistrements de la motricité effectués chez 6 moutons, pendant des périodes de 5 mm, 0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25 minutes, après le repas.

Pour chaque période, la moyenne des fréquences chez les animaux intacts est toujours statistiquement supérieure à celle calculée après déafférentation.

Le retour au rythme préprandial est plus rapide après la déafférentation. Il s'effectue en 5 à 10 mn.



RE Rul PR_u 1 224

Figure 68 - Effets de la déafférentation unilatérale par section du ganglion plexiforme gauche chez l'animal éveillé.

On enregistre de haut en bas, les électromyogrammes du réseau (RE), du rumen dorsal (RuD) et les variations de la pression intrarumínale (PRu).

La section a lieu entre les flèches 1 et 2. On note un arrêt immédiat de la motricité, qui dure plusieurs minutes. L'activité électromyographique du réseau réapparait avant celle du rumen dorsal dont les premières contractions sont de faible amplitude. Figure 69 - Evolution de la fréquence des contractions gastriques chez 5 moutons ayant subi une déafférentation unilatérale par section du ganglion plexiforme.

> Les fréquences sont exprimées en pour-cent de la fréquence avant la déafférentation. Elles sont calculées par période de 5 mn pendant le premier quart d'heure qui suit la section (flèche, D), puis par période de 15 mn dans l'heure suivante.

> Le rythme atteint 80 % à 100 % du rythme antérieur une heure après la section unilatérale des afférences. Il est seulement rétabli le lendemain (+ 24 h) de l'intervention en A, B et D, 72 heures après en C. En E, le rythme gastrique n'est pas enregistré le lendemain.

> Les diagrammes A à E correspondent aux expériences effectuées respectivement chez les moutons n° 4 (A) ; 8 (B) ; 9 (C) ; 11 (D) ; 14(E).



.



Figure 70 - Effets de la section du nerf glosso-pharyngien (A) et le nerf vague cervical (B) chez l'animal éveillé.

On enregistre de haut en bas, les électromyogrammes du réseau (RE), du rumen dorsal (RuD) et les variations de la pression intraruminale (PRu).

La section du nerf glosso-pharyngien (flèche en A) ne modifie pas la motricité gastrique. Celle du nerf vague cervical entier (flèche en B) est suivie d'une diminution de l'amplitude des phénomènes électriques et mécaniques qui traduit la diminution de l'amplitude des contractions gastriques. Le rythme est par contre conservé. Figure 71 - Influence de la déafférentation bilatérale de l'oesophage distal sur le péristaltisme primaire au cours de déglutitions à vide.

> On enregistre de haut en bas pour chaque tracé A, B, C, D, l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (Och), celui de l'oesophage cervical bas (Ocb) et la pression d'un ballonnet maintenu captif dans l'oesophage thoracique distal, juste avant le diaphragme (Po).

Les tracés A et B sont recueillis sur un mouton intact, les tracés C et D sur le même mouton après déafférentation bilatérale.

La propagation de l'onde péristaltique primaire au cours de déglutitions successives de salive est attestée dans les deux cas par l'enregistrement successif d'une salve au niveau de l'oesophage cervical haut, d'une salve au niveau de l'oesophage cervical bas et de l'augmentation de la pression sur le ballonnet maintenu captif dans l'oesophage thoracique distal.

La déafférentation bilatérale n'empêche pas la propagation de l'onde péristaltique lors des déglutitions à vide.



BUS

Figure 72 - Influence de la déafférentation bilatérale de l'oesophage distal sur le transit d'un ballonnet gonflé de 20 ml d'air.

> On enregistre de haut en bas, pour chaque tracé A à E, l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (Och), celui de l'oesophage cervical bas (Ocb) et le tracé dynamique de pression d'un ballonnet (Po).

En A, B et C, le ballonnet est gonflé à l'entrée de l'oesophage (flèche) chez le mouton intact. On enregistre trois transits normaux ; l'accident "c" du tracé dynamique de pression traduit le passage du ballonnet dans l'estomac.

En D et E, le ballonnet est gonflé à l'entrée de l'oesophage (flèche) chez le même mouton ayant subi une déafférentation bilatérale. On enregistre deux transits. A chaque fois le ballonnet est arrêté dans l'oesophage thoracique. Il faut plusieurs déglutitions à vide pour que le ballonnet franchisse le cardia (accident "c"). Lors de la dernière déglutition à vide (étoile) on n'observe plus de variations de pression ; ceci confirme le passage du ballonnet dans l'estomac.

Noter en E, la pression de base que subit le ballonnet pendant son séjour dans l'oesophage thoracique.



BUS



Figure 73 - Influence de la déafférentation bilatérale de l'oesophage distal sur le transit d'un ballonnet gonflé de 20 ml d'air.

> On enregistre de haut en bas, l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (Och), celui de l'oesophage cervical bas (Ocb) et le tracé dynamique de pression d'un ballonnet (Po).

> Le ballonnet gonflé à l'entrée de l'oesophage (flèche) est entrainé par une onde péristaltique, mais ne franchit pas le cardia. On n'observe pas immédiatement l'accident "c" caractéristique. Le ballonnet subit une augmentation de pression à chaque passage de l'onde péristaltique primaire, lors des déglutitions à vide qui suivent son transit interrompu. Lors de la cinquième, l'onde péristaltique pousse le ballonnet dans l'estomac (accident "c"). On n'observe effectivement pas de variations de pression lors des deux déglutitions à vide suivantes (étoile).

Noter l'activité électromyographique de l'oesophage cervical haut et bas, qui persiste pendant une vingtaine de secondes lors de la déglutition du ballonnet.
Figure 74 - Influence de la déafférentation bilatérale de l'oesophage distal sur le transit d'un ballonnet gonflé de 20 ml d'air.

On enregistre pour chaque tracé A à F l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (Och) et le tracé dynamique de pression (Po).

En A et B, on enregistre quatre transits du ballonnet chez l'animal intact. Le ballonnet est gonflé à l'entrée de l'oesophage (flèche) ; le transit oesophagien dure environ 2 secondes.

En C et D, les tracés se suivent sans recouvrement. On gonfle un ballonnet à l'entrée de l'oesophage (flèche) chez le même mouton <u>24 heures après la déafférentation bilatérale</u>. Le ballonnet franchit le cardia (accident "c") au bout de 40 à 50 secondes. Le tracé électromyographique de l'oesophage cervical est perturbé par l'électrocardiogramme.

En D et E, les tracés se suivent sans recouvrement. On gonfle un ballonnet à l'entrée de l'oesophage <u>12 jours après la déaf</u> <u>férentation bilatérale</u>. Le ballonnet franchit le cardia au bout d'environ 5 minutes après plusieurs déglutitions à vide. Tant qu'il est présent dans l'oesophage thoracique, on enregistre les variations de pression contemporaines de la respiration. Il subit ensuite une contraction soutenue pendant une vingtaine de secondes, lors de son passage dans l'oesophage abdominal. Tout se passe comme si le ballonnet avait à franchir une zone de haute pression qui normalement n'existe pas. On n'observe pas de variations de pression lors de la déglutition à vide suivante (étoile).





Figure 75 - Influence de la déafférentation bilatérale sur la motricité gastrique (mouton n° 13).

En A, on enregistre le mécanogramme de la motricité ruminale (PRu) : le rythme des contractions primaires (points) est d'une contraction par minute.

En B, on enregistre de haut en bas, l'électromyogramme du réseau (RE), celui du rumen dorsal (RuD) et les variations de la pression intraruminale (PRu), <u>2</u> jours après la section <u>du ganglion plexiforme gauche</u>. Le rythme gastrique est augmenté (1,18 contraction par minute).

En C, les enregistrements sont les mêmes qu'en B et sont effectués <u>21 jours après la section du vague thoracique droit</u>. La fréquence des contractions primaires atteint 1,26 contraction par minute. On observe la présence de petites contractions supplémentaires (flèches) entre les contractions primaires (points).



Figure 76 : Evolution de la fréquence moyenne (FM) des contractions gastriques, exprimée en contraction par minute, au cours d'une expérience de déafférentation (mouton n° 13).

- 1 : rythme normal recueilli pendant 3 jours successifs.
- 2 : rythme normal recueilli juste avant la section du ganglion plexiforme gauche (X G).
- 3 : rythme recueilli pendant les 2 heures qui suivent l'intervention (0-5 ; 5-10 ; 10-20 ; 20-30 ; 30-60 ; 60-120 ; 90-120 mn).
- 4 : rythme recueilli pendant les 3 jours qui suivent la déafférentation unilatérale.
- 5 : rythme recueilli pendant les jours qui suivent la section du vague droit thoracique (X D) (J + 1 ; J + 2 ; J + 4 ; J + 5 ; J + 6 ; J + 8 ; J + 12 ; J + 14 ; J + 16 ; J + 18 ; J + 21).

שטי נוננ Figure 77 - Influence de la déafférentation bilatérale sur la motricité gastrique (mouton n° 16).

En A, B et C, on enregistre sur la première ligne l'électromyogramme du rumen dorsal (Ru D) et sur la seconde les variations de la pression intraruminale (PRu).

En A, le rythme des contractions primaires du rumen est de .0,92 contraction par minute chez le mouton intact. On note l'éxistence de contractions secondaires éructatives au cours de plusieurs cycles.

En B, le rythme n'est pas modifié par <u>la section du vague</u> thoracique droit.

En C, <u>14 jours après la section du ganglion plexiforme gauche</u>, on observe une augmentation du rythme gastrique (1,36 contraction par minute). Il apparaît entre les contractions primaires dont l'amplitude maximum est constante, 2 n 4 petites contractions d'amplitude plus faible et variable (flèche).





Figure 78 - Evolution de la fréquence moyenne (FM) des contractions gastriques, exprimée en contraction par minute, au cours d'une expérience de déafférentation (mouton n° 16).

- 1 : rythme normal recueilli pendant 3 jours successifis
- 2 : rythme recueilli pendant les 3 jours qui suivent la section du vague droit thoracique (XD).
- 3 : rythme recueilli juste avant la section du ganglion plexiforme gauche (XG).
- 4 : rythme recueilli pendant les 2 heures qui suivent l'intervention (0-5 ; 5-10 ; 10-20 ; 20-30 ; 30-60 ; 60-90 ; 90 - 120 mn).
- 5 : rythme recueilli dans les jours qui suivent l'intervention (J + 1; J + 2; J + 3; J + 8; J + 9; J + 10; J + 14; J + 15; T + 16; J + 21; J + 291.

Figure 79 - Influence de la déafférentation bilatérale sur la motricité gastrique.

Les enregistrements sont effectués sur le mouton n° 13 et sont les mêmes que ceux présentés sur la figure 75, mais à une vitesse d'enregistrement 4 fois plus grande.

En A, on enregistre le mécanogramme de la motricité ruminale (PRu) pendant le rythme normal sur l'animal intact.

En B et C, on enregistre de haut en bas, l'électromyogramme du réseau (RE), celui du rumen dorsal (RUD) et les variations de la pression intraruminale (PRu).

En B : rythme recueilli 2 jours après la section du ganglion plexiforme gauche.

En C : rythme recueilli 21 jours après la section du vague thoracique droit. On observe l'augmentation de l'activité électrique de base entre deux contractions biphasiques successives du réseau (comparer avec B). Deux à trois petites contractions supplémentaires apparaissent entre les contractions primaires du rumen (points).



